

**ONTOGÉNIE ET SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE
DES ÉLÉMENTS DU TRICHOME ÉPINERVAIRE
ET LAMINAIRE DE *BEGONIA* × *VITICHOTOMA* HORT.**

par J.-F. VILLIERS

RÉSUMÉ : L'étude morphologique des éléments du trichome épineriaire et laminaire montre la formation de « scyphies » dans les deux cas. Les premières semblent correspondre à des métamères foliaires (CUSSET 1970); les autres seraient des émergences.

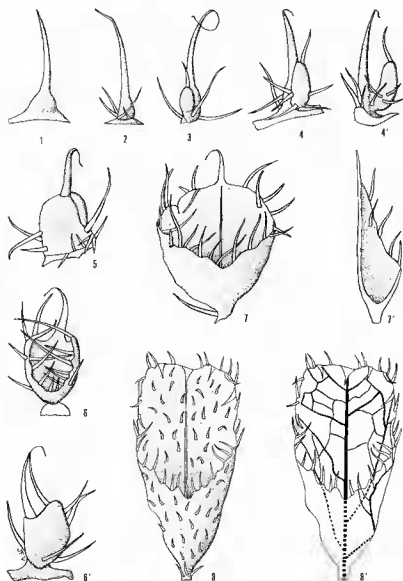
SUMMARY: Morphological study of trichome of nerves and limb shows both may be funnel-shaped. The former correspond to "metameres" (leaf-letomes). The latter are merely limb emergences.

* * *

Les phénomènes de bourgeonnement adventif et épiphyllé sont connus depuis fort longtemps. Le bourgeonnement épiphyllé peut se présenter sous deux formes déjà distinguées par C. DE CANDOLLE (1890). Le bourgeonnement floral correspond à la formation des fleurs sur le limbe d'une feuille et est décrit dans de nombreuses espèces : *Helwingia japonica* Dietr., *Begonia sinuata* Wall., divers *Chailletia*, etc. Le bourgeonnement épiphyllé végétatif aboutit à la formation de pousses feuillées sur le limbe comme chez *Cardamine pratensis* L. ou *Bryophyllum crenatum* Baker (certains auteurs regroupent le genre *Bryophyllum* avec le genre *Kalanchoe*).

Ce dernier type de bourgeonnement est connu depuis fort longtemps puisque dès 1652, MANDIROLA a signalé un tel cas sur des feuilles d'Oranger en décomposition. Ensuite AGRICOLA, NEUMANN et FRIGNET en ont donné d'autres exemples. En 1826, CASSINI met en évidence le bourgeonnement de *Cardamine pratensis* L. P. Duchartre, en 1879, puis en 1887, note la position des bulbilles sur *Begonia phyllomaniaca* Mart. Ces remarques sont généralement faites dans un but utilitaire.

Les recherches ultérieures ont surtout porté sur la physiologie et l'ontogénie de ces productions, notamment sur les Bégoniacées et plus particulièrement sur *Begonia rex* Putz., très utilisé du fait de sa culture facile et de son abondant bourgeonnement. Il faut d'abord citer les importants travaux de HARTSEMA et ceux de A. HAGEMANN. Les autres études concernant la physiologie de cette reproduction végétative mettent en



Pl. 1. — Évolution des éléments du trichome de type II : 1, élément du trichome $\times 13,5$; 2-4', formation d'une excroissance latérale $\times 13,5$; 5, formation d'une lame foliacée $\times 9$; 6, 6', repliement des bords latéraux de la lame foliacée, $\times 8,5$; 7, 7', jeune scyphie et coupe longitudinale $\times 6$; 8, « scyphie » $\times 1,5$; 8', détail de la nervation d'une scyphie après éclaircissement $\times 1,5$.

évidence le rôle des substances activatrices ou anti-inhibitrices. Citons les résultats obtenus par BOUILLENNE, PRÉVOT, BIGOT, à propos de la polarité de ce phénomène.

On peut constater le petit nombre de recherches morphologiques sur les Bégoniacées. C'est ainsi que le problème des formations épiphyllées de certaines espèces de cette famille a été peu étudié. GOEBBEL (1908) et TROLL (1939) les ont cependant signalées.

MATÉRIEL

Nous étudierons l'évolution du trichome épinervaire et laminaire sur une population de *Begonia* × *vitichotoma* Hort. conservée dans les serres du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris¹. L'absence de fleurs ne permet pas une détermination certaine de cette espèce, cependant la description donnée par ROCHFORD et GORER (1965) correspond bien à ce binôme : « its interest lies in a number of leaf-like appendages, some 1/4 to 1/2 inch in eight, which appears at irregular intervals along the main nerves of leaves. » Cette plante est un hybride de *Begonia dichotoma* Jacq. et *Begonia vitifolia* Schott.

TRICHOME EPINERVAIRE

A. TECHNIQUES

Les observations de morphologie externe sont faites à la loupe binoculaire. Pour préciser la nature et la forme de la nervation, des éclaircissements au Chorallactophénol ont été pratiqués.

Les observations anatomiques ont été faites sur des coupes au microtome épaisses de 7 µm, fixées sur les lames par une solution d'albumine et colorée à l'aide d'une double coloration (fuschine-vert lumière).

B. DÉVELOPPEMENT DES ÉLÉMENTS DU TRICHOME EPINERVAIRE

Les nervures portent deux types de formations appartenant au trichome :

— celles du type I, nettement les plus abondantes, blanches, pluricellulaires, translucides, ne dépassant pas une longueur de 1 mm;

— celles du type II, strictement localisées sur les nervures, le plus souvent à l'aisselle d'une nervure secondaire, jaunâtres ou verdâtres, globuleuses à la base, de 1 à 2 mm de long.

C'est à partir des éléments du type II que nous allons observer la formation d'une scyphie.

1. Nous tenons à remercier M. H. ROSE, ancien Assistant au Service des Cultures, qui nous a donné toutes facilités pour travailler dans les Serres du Muséum et nous a autorisé à prélever des échantillons de feuilles.

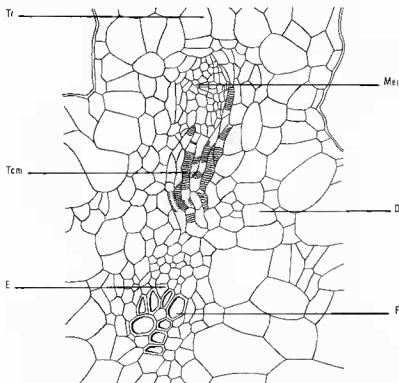
Sur leur base apparaissent d'abord des éléments de type I (Pl. 1, fig. 1-2). Des coupes longitudinales pratiquées à ce stade, mettent en évidence la présence d'un méristème basal d'origine sous-épidermique (Pl. 2). Un début de vascularisation est nettement visible.

La partie inférieure augmente de volume asymétriquement. Une petite masse ovoïde vivement colorée en vert s'individualise d'un côté (Pl. 1, fig. 3-4'). La taille de cette formation n'est pas supérieure à celle de l'élément de type II qui la porte maintenant.

La masse ovoïde tend à s'élargir et à augmenter de taille. Elle prend progressivement l'aspect d'une petite lame foliacée d'une hauteur variant de 2 à 3 mm. Les bords portent des éléments de type I (Pl. 1, fig. 5).

Les bords latéraux de cette lame se replient vers la face interne. Nous obtenons une coupe asymétrique ou scyphie, surmontée par l'élément du trichome de type II qui lui a donné naissance, d'une taille variant de 3 à 4 mm. Un très court pétiole commence à s'individualiser (Pl. 1, fig. 6-6').

Dès ce stade, la scyphie est pratiquement formée. Elle croît ensuite en conservant sa forme (Pl. 1, fig. 7-7').



Pl. 2. — Coupe longitudinale de la base d'un élément du trichome de type II. (*Tr* : trichome, *Mer* : méristème, *Tcm* : tissu conducteur, *D* : parenchyme, *E* : phloème, *F* : xylème d'une nervure primaire du limbe de *Begonia* × *vitichotoma*).

C. LA SCYPHIE

L'expansion foliaire se présente comme un petit organe foliacé, ayant l'aspect d'un cornet asymétrique, situé à la face supérieure du limbe et au point de ramification de deux nervures le plus souvent. La partie la moins développée est dirigée vers l'extrémité distale des nervures qui la porte. Sa taille peut atteindre 4 cm. La forme générale est ovoïde. Elle est vivement colorée en vert et ses deux faces sont couvertes d'éléments du trichome de type I. Le bord est denté. Un court pétiole de couleur blanche est généralement individualisé et porte des poils (Pl. 1, fig. 8).

Des éclaircissements pratiqués sur une scyphie adulte montrent une nervation de type penné. Sur la zone dorsale, la plus développée, nous observons une nervure médiane de laquelle se détachent des nervures secondaires s'anastomosant à quelques millimètres du bord du limbe. La zone ventrale ne présente pas de nervation propre, en effet les nervures que nous pouvons voir sont en fait des nervures secondaires provenant de la nervure primaire ou parfois très rarement du sommet du pétiole (Pl. 1, fig. 8'). La nervation de la scyphie ne correspond pas à celle d'une feuille de *Begonia* × *vitichotoma* Hort.; par contre elle est très comparable au réseau formé par une nervure primaire et ses nervures secondaires ou une nervure secondaire et ses nervures tertiaires.

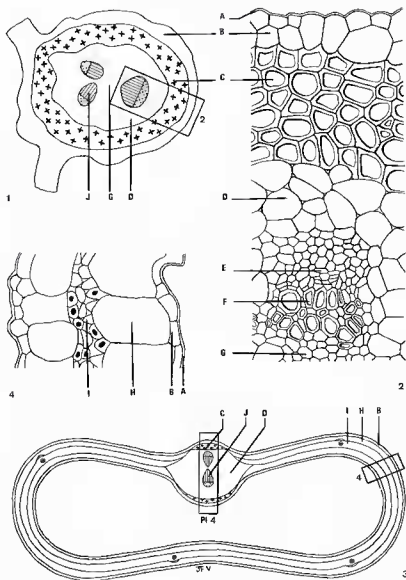
L'examen microscopique des coupes transversales du pétiole de cette formation nous montre (Pl. 3, fig. 1-2) :

- une cuticule mince;
- un épiderme formé de cellules plus ou moins rectangulaires;
- une épaisse couche de collenchyme;
- un parenchyme cortical sous-jacent formé de grandes cellules ellipsoïdes ou globuleuses, à parois minces laissant entre elles des méats triangulaires;
- 2-3 faisceaux libéro-ligneux, généralement pauvres en vaisseaux;
- au centre, un parenchyme médullaire formé de petites cellules.

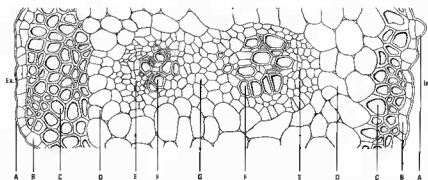
Les coupes pratiquées dans la partie basale du limbe de la scyphie permettent de distinguer deux parties : la zone centrale contenant les tissus conducteurs et les zones latérales très chlorophylliennes. La zone centrale (Pl. 4) ne montre pas de différence notable dans la disposition des tissus, sauf que nous trouvons seulement deux faisceaux libéro-ligneux. Le reste du limbe présente une organisation symétrique très différente (Pl. 3, fig. 4) :

- une cuticule mince;
- un épiderme;
- un hypoderme formé de grandes cellules allongées;
- puis à nouveau un hypoderme, etc.

L'étude anatomique des tissus de la scyphie au-dessus de la zone cupulaire montre une organisation semblable à celle vue précédemment.



Pl. 3. — Coupe transversale du pétiole de la « scyphe » : 1, organisation des tissus dans le pétiole ; 2, détail d'un faisceau libéro-ligneux. — Coupe du limbe de la scyphe dans sa partie cupulaire : 3, organisation des tissus ; 4, détail du limbe. (A : cuticule, B : épiderme, C : collenchyme, D : parenchyme cortical, E : phloème, F : xylème, G : parenchyme médullaire, H : hypoderme, I : tissu lacuneux chlorophyllien, J : faisceau libéro-ligneux).



Pl. 4. — Détail de la nervure primaire de la scyphie. (A : cuticule, B : épiderme, C : collenchyme, D : parenchyme cortical, E : phloème, F : xylème, G : parenchyme médullaire.)

TRICHOME LAMINAIRE

A. TECHNIQUES

L'observation des différents stades évolutifs des éléments du trichome laminaire a été faite à la loupe binoculaire. L'étude de la nervation est permise grâce à des éclaircissements au chlorallactophénol.

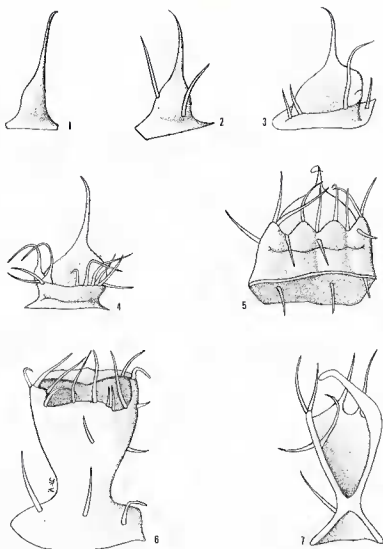
B. DÉVELOPPEMENT DES ÉLÉMENTS DU TRICHOME LAMINAIRE

Le limbe porte deux types de formations appartenant au trichome :

- type I, semblable à celui vu sur les nervures;
- type III, se rapprochant des éléments de type II, mais d'une taille généralement plus faible car ils ne dépassent pas une longueur de 1 mm. La base est globuleuse et verte.

Le développement des éléments de type III se fait à partir de la base de ceux-ci. On aboutit finalement à une lame foliacée verte porteuse de poils de type I (Pl. 5, fig. 1-3). la partie antérieure s'épaissit, puis grandit (Pl. 5, fig. 4) pour former une coupe à bord ondulé (Pl. 5, fig. 5) d'apparence très semblable à la scyphie décrite antérieurement. La croissance de cette coupe va se faire d'une façon beaucoup plus régulière que celle de la scyphie puisqu'au stade définitif nous obtenons une courte coupe creuse garnie de poils de type I, à ouverture étroite au sommet, presque symétrique (Pl. 5, fig. 6-6').

Les éclaircissements de ces formations montre une nervation qui est semblable à celle formée par les nervilles. Nous avons affaire à de simples émergences.



Pl. 5. — Formation des émergences : 1, élément du trichome de type III $\times 13,5$; 2-5, différents stades de la formation des émergences $\times 10$; 6, émergence adulte $\times 10$; 7, coupe longitudinale de l'émergence $\times 10$.

INTERPRETATION MORPHOLOGIQUE

Les feuilles de *Begonia* × *vitichotoma* Hort. présentent à leur face supérieure deux sortes de formations appartenant au trichome : des émergences de type classique sur le limbe et des formations foliacées ressemblant à des scyphies sur les nervures. L'interprétation morphologique de ces dernières présente un grand intérêt pour la compréhension de l'architecture de la feuille.

Rappelons tout d'abord que la nervation des feuilles de *Begonia* × *vitichotoma* Hort. est palmée et possède 7-8 paires de nervures primaires. Chaque nervure primaire donne naissance à des nervures secondaires suivant un mode penné. Chaque nervure secondaire donne naissance de la même façon à des nervures tertiaires.

Ainsi que nous l'avons montré antérieurement (VILLIERS et CUSSET 1969) la feuille de ce *Begonia* nous apparaît comme formée d'articles foliaires, eux-mêmes composés de métamères au sens de CUSSET (un métamère correspond à un territoire homologue de la foliole du *Passiflora heterophylla* Lam. ou de la foliole subsidiaire de l'*Agrimonia eupatoria* L. qui comporte toujours une nervure médiane autour de laquelle se réorientent les nervures d'ordre plus élevé).

L'organisation vasculaire des scyphies est en tout point semblable à celle d'un métamère ou même d'un article foliaire. Leur position au point de ramification des nervures secondaires n'est pas sans rappeler celle d'une nervure secondaire ou tertiaire sur une nervure primaire ou secondaire.

D'autre part il semble que nous n'ayons pas affaire à un bourgeonnement épiphyllé. On n'observe qu'une unique feuille scyphiée. Des expériences de découpage, qui, dans ce genre, lèvent les inhibitions des bourgeons épiphyllés restent ici sans résultats. BIGOT (communication orale) nous a assuré, que les substances chimiques capables de lever les inhibitions n'ont pas d'action sur ces « bourgeons ».

Par leur nervation comme par leurs corrélations à l'intérieur du système foliaire déjà exposées précédemment (VILLIERS et CUSSET 1969), ces appendices foliaires semblent homologues à des métamères (au sens de CUSSET 1970). Ils ne correspondent pas à une feuille mais à une partie de feuille placée dans un plan perpendiculaire du limbe.

La feuille du *Begonia* × *vitichotoma* Hort. est à notre sens un système métamérique ramifié dans les trois dimensions de l'espace.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT, C. — Action de trois adénines substituées sur l'apparition de néoformations sur des explantats foliaires de *Begonia*. Bull. Soc. Bot. Fr. 113 : 433-439 (1966).
 BOUILLENNE, R. — Contribution à l'étude de la néoformation et de la croissance des racines. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 71 : 43-68 (1938).
 CHAMPAGNANT, M. et Coill. — Recherches morphologiques et histologiques sur la multiplication végétative de quelques Orchidées du genre *Cymbidium*. Rev. Gén. Bot. 73 : 706-746 (1966).

- CANDOLLE, C. DE. — Recherches sur les inflorescences épiphyllées. Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, suppl. 6 (1890).
- CASSINI, H. — Opuscules phytologiques. 2 vol., Paris (1826).
- CUSSET, G. — A propos des nectaires extrafloraux. Introduction à l'étude morphologique de la feuille des Passifloracées. Thèse 3^e Cycle, Paris, multigr. (1964).
- La valeur de la feuille des Passifloracées. Rev. Gén. Bot. 72 : 145-216 (1965).
- Remarques sur les feuilles de Dicotylédones. Boissiera 16 : 1-210 (1970).
- DUCHARTRE, P. — Note sur un *Begonia* qui produit des inflorescences épiphyllées. Bull. Soc. Bot. Fr. 33 : 86-91 (1886).
- FRIGNET, E. — Histoire de la blastogenèse foliaire ou de la production de bourgeons sur les feuilles. Thèse. Strasbourg (1846).
- GOEBEL, K. — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1 vol. Leipzig (1908).
- HAGEMANN, A. — Untersuchungen an Blattstecklingen. Gartenbauwiss. 6 : 69-195 (1931).
- HARTSEMA, A. M. — Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia rex*. Rec. Trav. Bot. Neerl. 23 : 305-361 (1926).
- MANDIROLA, M. — Manuala de gardineri. Vicenza 1 vol. (1652).
- MARCHAL, M. — Le bourgeonnement épiphyllé spontané chez les fougères tropicales. *Adansonia* 5 : 239-270 (1965).
- Ontogénie des bourgeons épiphyllés de la Cardamine. Bull. Soc. Bot. Fr. 115 : 31-43 (1968).
- NEUMANN, M. — Notions sur l'art de faire des boutures, Paris 1 vol. (1846).
- PRÉVOT, P. — La néoformation des bourgeons chez les végétaux. Mém. Soc. Roy. Sc. Liège, sér. 4, 3 : 173-342 (1939).
- SCHNELL, R. — Les problèmes des acarodomaties. Marcellia 31, 2 : 95-107 (1963).
- SCHNELL, R., CUSSET, G. et QUENUM, M. — Contribution à l'étude des glandes extraflorales chez quelques groupes de plantes tropicales. Rev. Gén. Bot. 70 : 269-342 (1963).
- TO NGOC ANH. — Contribution à l'étude anatomique et ontogénique de quelques domaties. Paris, Thèse 3^e Cycle, multigr. (1964).
- TROLL, W. — Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen. Band 1, teil 2 (1943).
- VILLIERS, J.-F. et CUSSET, G. — Proliférations foliaires et architecture du limbe chez un *Begonia*. Mém. Soc. Bot. Fr. 1969 : 7-16 (1969).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum — PARIS.